*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **11**, 1989,
section A, n° 3 : 639-647.

# Le cycle biologique de *Chamaesoma brolemanni* Ribaut & Verhoeff, 1913 (Diplopoda, Craspedosomatida) en forêt d'Orléans (France)

par Jean-François DAVID

**Résumé.** — Un échantillonnage dans la litière et le sol d'une station forestière a permis de récolter les huit stades du développement postembryonnaire de *C. brolemanni*. Les variations de la structure de la population au cours de l'année ont conduit à préciser la durée du cycle biologique, qui est annuel en forêt d'Orléans. Une discussion porte sur les variations de la durée du cycle chez les Craspedosomatida.

**Abstract.** — A sampling in litter and soil of a forest site has made it possible to collect the eight postembryonic stadia of *C. brolemanni*. Changes in the population structure throughout the year have led to precise its life-cycle, which is annual in the forest of Orleans. Discussion deals with life-cycle variations in Craspedosomatida.

J.-F DAVID, *UA 689 CNRS, Laboratoire d'Écologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.*

## INTRODUCTION

Le développement postembryonnaire des Craspedosomatida a surtout été étudié sous sa forme la plus courante, c'est-à-dire chez des espèces dont les adultes sont de stade IX et ont pour formule segmentaire 27/2 [1]. Après la première caractérisation des stades par VERHOEFF (1928), précisée par BLOWER (1978), les auteurs se sont surtout attachés à connaître le rythme des mues et la durée de l'ensemble du cycle biologique (VERHOEFF, 1929; RICHTER, 1967; PEDROLI-CHRISTEN, 1978; GEOFFROY, 1979; MEYER, 1979; DUNGER & STEINMETZGER, 1981; DAVID, 1984; BLOWER, 1985; KARAMAOUNA, 1987).

En ce qui concerne les autres formes de développement postembryonnaire chez les Craspedosomatida, TABACARU (1965) a étudié le cas de *Haasea* (= *Orobainosoma*) *hungaricum* et BLOWER (1979, 1985) celui de *Melogona* (= *Microchordeuma*) *scutellare*, dont les adultes sont de stade VIII et ont pour formule segmentaire 25/2; GEOFFROY (1984) a élucidé les étapes de la croissance chez *Opisthocheiron canayerensis*, dont les adultes sont également de stade VIII mais ont pour formule segmentaire 23/2.

1. Dans la formule segmentaire x/y, x est le nombre d'anneaux pédifères, collum compris, et y le nombre d'anneaux apodes, telson non compris. Au total, le corps de l'animal se compose donc de la tête, de x + y anneaux, et du telson.

La découverte d'une population assez abondante d'une autre espèce à 23/2 anneaux chez l'adulte, *Chamaesoma brolemanni*, a permis d'en récolter tous les stades de développement, lesquels sont décrits dans le présent article. De plus, les variations de la structure de la population dans une série d'échantillons ont permis de déterminer sans ambiguïté la durée du cycle biologique en conditions naturelles, depuis les premiers stades d'une cohorte jusqu'aux femelles reproductrices et aux premiers stades de la cohorte suivante.

## Le site et les méthodes

La population étudiée vit sur la parcelle n° 875 du massif d'Ingrannes, en forêt d'Orléans. Il s'agit d'une station feuillue peu ouverte, où les apports de litière sont essentiellement constitués par le Chêne (*Quercus petraea* et *Q. robur*) et le Charme (*Carpinus betulus*) qui représentent respectivement ≈ 90 % et ≈ 10 % de la masse de feuilles mortes. Les strates herbacée et muscinale ont un très faible recouvrement.

L'humus est de type *dysmoder* avec un horizon A1 très acide (pH = 3,6) et une litière (A0) très épaisse : l'épaisseur des couches L, F et H est respectivement de 1 à 1,5 cm, 1 à 2 cm et 3 à 4,5 cm.

Le sol superficiel, très argileux, est gorgé d'eau pendant l'hiver et reste généralement frais et humide pendant l'été. Mais, en 1985, les précipitations ayant été très faibles au mois de septembre (11 mm) et d'octobre (5 mm), le sol forestier a subi un déficit hydrique sévère à la fin de l'été et au début de l'automne (David, 1988*a*).

Une description plus complète de la station est donnée par David (1988*b*).

Six échantillons, chacun de dix unités d'échantillonnage (UE), sont prélevés entre avril 1988 et avril 1989. Chaque UE comprend les horizons A0 et A1 sur une surface de 1/16m², ainsi que les bois morts de diamètre supérieur ou égal à 1,5 cm sur une surface de 1 m². Ce matériel est placé séparément dans des extracteurs de type Tullgren, de 25 cm de diamètre, où l'extraction dure environ deux semaines.

Quelques UE prélevées antérieurement selon le même protocole et traitées selon la même technique sont regroupées en trois échantillons distincts : celui du printemps 1985 (4 avril au 15 mai) (8 UE); celui de l'automne 1985 (11 octobre au 12 décembre) (6 UE); et celui du printemps 1986 (18 avril au 13 juin) (6 UE).

## Résultats

### 1. Abondance et répartition de la population

La densité de la population dans chaque échantillon est indiquée tableau I. Tous stades confondus, elle varie entre 210 Ind./m² (printemps 1985 et 29 juin 1988) et 11 Ind./m² (automne 1985 après la sécheresse). Dans ce dernier échantillon, exceptionnellement, les récoltes sont plus importantes dans le sol superficiel (A1) que dans la litière (A0), mais, à toutes les autres occasions d'échantillonnage, *C. brolemanni* apparaît clairement comme une espèce vivant surtout dans les couches holorganiques. La densité dans les bois morts est faible et ne dépasse pas 3 % de la population.

TABLEAU I. — Densité de la population de *C. brolemanni* dans les différents échantillons (Ind./m²).

| DATE | NB (UE) | DENSITÉ en A0 | en A1 | dans le bois mort | TOTALE (± erreur standard) |
|---|---|---|---|---|---|
| Printemps 1985 | 8 | 210 | 0 | 0,6 | 210,6 (± 79,3) |
| Automne 1985 | 6 | 2,7 | 8 | 0 | 10,7 (± 7,9) |
| Printemps 1986 | 6 | 10,7 | 5,3 | 0 | 16 (± 7,2) |
| 27.04.1988 | 10 | 91,2 | 24 | 0.5 | 115,7 (± 46,1) |
| 29.06.1988 | 10 | 176 | 27,2 | 6,2 | 209,4 (± 119,6) |
| 7.09.1988 | 10 | 43,2 | 6,4 | 0,1 | 49,7 (± 19,9) |
| 3.11.1988 | 10 | 41,6 | 0 | 0,2 | 41,8 (± 9,5) |
| 1.03.1989 | 10 | 25,6 | 1,6 | 0,2 | 27,4 (± 11,4) |
| 6.04.1989 | 10 | 36,8 | 11,2 | 0,2 | 48,2 (± 14,5) |

## 2. Les stades de développement

Comme le montre le tableau II, huit formules segmentaires ont été observées chez *C. brolemanni*, depuis les larves hexapodes (4/1) [1] jusqu'aux adultes (23/2). Elles correspondent à l'intégralité du développement postembryonnaire, puisque leur filiation est conforme à la règle de l'anamorphose ($x_n + y_n = x_{n+1}$), ce qui indique clairement que toutes les étapes de la croissance sont représentées.

Dans le cadre de ce développement postembryonnaire à huit stades, on retrouve un certain nombre de caractères communs à l'ensemble des Craspedosomatida :

— l'absence de variabilité des formules segmentaires à chaque stade;

— l'existence d'un anneau demi-apode ne portant qu'une seule paire de pattes à partir du stade III (cet anneau est compté parmi les apodes dans les formules segmentaires du tableau II);

— l'identité des formules segmentaires des cinq premiers stades avec celles des autres espèces étudiées dans cet Ordre.

C'est à partir du stade VI qu'apparaît une différence avec les Craspedosomatida dont le développement s'étend sur neuf stades. La séquence qui est observée chez ces derniers (stade VI 18/4 → stade VII 22/3 → stade VIII 25/2 → stade IX 27/2) est remplacée chez *C. brolemanni* par la séquence : stade VI 18/3 → stade VII 21/2 → stade VIII 23/2. Cette croissance segmentaire est rigoureusement la même que celle de *O. canayerensis*, autre espèce à 23/2 anneaux chez l'adulte étudiée par GEOFFROY (1984). La seule distinction entre le développement des deux espèces porte peut-être sur le premier stade de différenciation sexuelle,

1. Ces larves du premier stade sont légèrement mobiles et ont été récoltées à douze exemplaires.

stade à partir duquel des caractères morphologiques externes permettent de distinguer facilement le sexe des animaux. Chez *C. brolemanni*, cette différenciation débute au stade VI avec la réduction de la huitième paire de pattes des mâles (P 8) ; elle se poursuit aux stades VII (régression des P 8 et des P 9 des mâles) et VIII (présence des gonopodes en P 8 et des paragonopodes en P 9). Au contraire, chez *O. canayerensis*, la différenciation sexuelle ne débute qu'au stade VII.

TABLEAU II. — Le développement postembryonnaire de *C. brolemanni*. (M : mâles; F : femelles; ad : stade adulte).

| STADE | | FORMULE SEGMENTAIRE | NOMBRE DE PAIRES DE PATTES |
|---|---|---|---|
| I | | 4/1 | 3 |
| II | | 5/2 | 5 |
| III | | 7/3 | 10 |
| IV | | 10/4 | 16 |
| V | | 14/4 | 24 |
| VI | M | 18/3 | 31 |
| | F | 18/3 | 32 |
| VII | M | 21/2 | 36 |
| | F | 21/2 | 38 |
| VIII | M ad | 23/2 | 40 |
| | F ad | 23/2 | 42 |

### 3. **Le cycle biologique**

a — *Le cycle en 1988-89*

Les variations de la structure de la population de *C. brolemanni* dans les six échantillons prélevés entre avril 1988 et avril 1989, permettent de suivre son développement en conditions naturelles (fig. 1).

A la fin du mois d'avril 1988, la population est principalement aux stades II et III ; deux mois plus tard, à la fin du mois de juin, elle est principalement aux stades IV et V ; dans l'échantillon du début du mois de septembre les stades VI et VII sont majoritaires, puis, dans celui du début du mois de novembre, les récoltes sont essentiellement composées d'adultes. Par conséquent, au cours de la période allant d'avril à novembre, la croissance segmentaire se fait à peu près au rythme d'une mue par mois et le développement sexuel est achevé à l'automne.

Les deux autres échantillons prélevés en mars et avril 1989 montrent que les animaux parvenus à l'état adulte à l'automne disparaissent progressivement au début du printemps suivant, tandis qu'une nouvelle cohorte de jeunes, en l'occurrence surtout des stades II, commence à les remplacer. La reproduction (copulation et oviposition) a donc eu lieu pendant la saison froide, entre novembre et février.

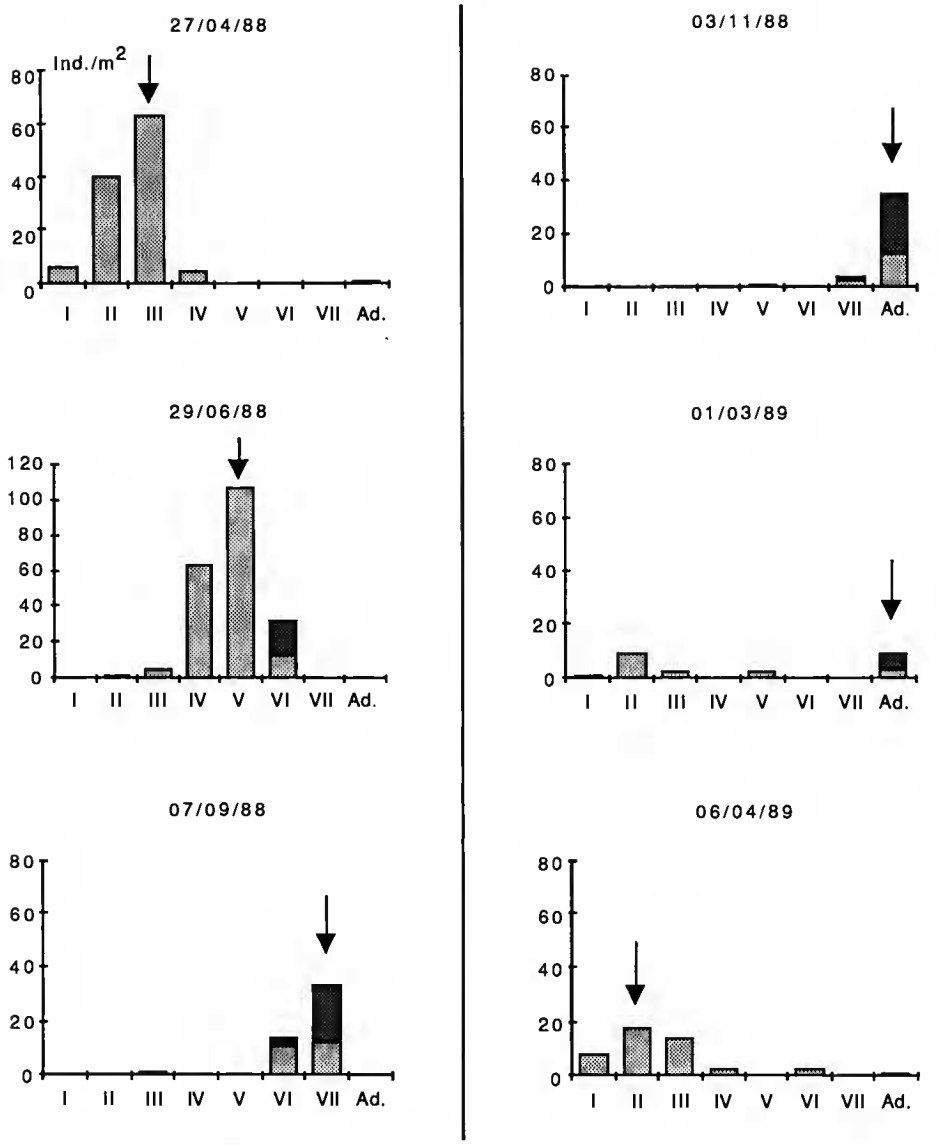


FIG. 1. — Variations de la structure de la population de *C. brolemanni* entre avril 1988 et avril 1989. Les flèches indiquent le stade majoritaire à chaque date d'échantillonnage. A partir du stade VI, les surfaces claires représentent les ♀♀ et les surfaces foncées les ♂♂.

L'interprétation la plus simple de ces données conduit à considérer *C. brolemanni* comme une espèce annuelle. Les quelques animaux dont la croissance et le développement se font plus lentement (stade III en septembre ; stade V de novembre à mars ; stade VI en avril) sont si peu nombreux qu'il est difficile de les suivre au-delà d'un an et de savoir si leur cycle biologique peut s'étendre, ou non, sur deux ans.

b — *Données antérieures* (fig. 2)

La structure de la population dans l'échantillon prélevé au printemps 1985 est conforme à l'interprétation précédente : la cohorte de l'année, composée d'animaux du stade I au stade IV, côtoie celle de l'année antérieure, composée d'adultes et de quelques rares retardataires de stade VI.

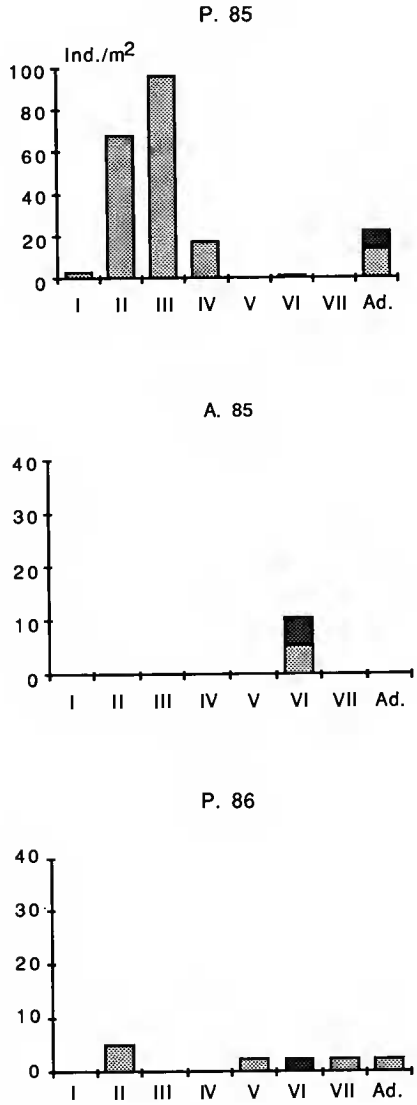


FIG. 2. — Structure de la population de *C. brolemanni* dans trois échantillons du printemps 1985, de l'automne 1985 et du printemps 1986.

Par contre, dans les deux échantillons prélevés à l'automne 1985 et au printemps 1986, on ne retrouve pas la structure de la population à laquelle on s'attendrait. Même si la petite taille de ces échantillons doit inciter à la prudence, certaines modifications ne sont probablement pas fortuites et sont à mettre en relation avec la sécheresse exceptionnelle qui a régné à la fin de l'été et à l'automne 1985. Non seulement les effectifs sont peu importants, mais il semble aussi que la population ait été affectée par un retard de développement. En effet, les adultes sont rares à l'automne 1985 — si même ils existent — puisque seuls quelques stades VI ont été récoltés; au printemps suivant, à nouveau, les stades V à VII semblent plus nombreux que les adultes; et ces observations s'accordent bien avec le fait que la cohorte née en 1986 paraît exceptionnellement réduite.

## Conclusions et discussion

1. La croissance segmentaire de *C. brolemanni*, depuis la larve hexapode (4/1) jusqu'à l'adulte (23/2), se fait en huit stades, identiques à ceux de *O. canayerensis* (Geoffroy, 1984).

2. La différenciation sexuelle semble plus précoce chez *C. brolemanni* que chez *O. canayerensis*, avec, dès le stade VI, la réduction de la huitième paire de pattes des mâles correspondant aux futurs gonopodes. De telles variations interspécifiques dans l'intensité de la sexualisation ne sont pas surprenantes, et d'autres ont déjà été signalées chez des espèces proches (Pedroli-Christen, 1978). Néanmoins, des vérifications sont nécessaires sur ce point car tous les auteurs n'ont peut-être pas la même conception de la « différenciation sexuelle »; c'est ainsi que Blower (1985) la fait débuter au stade VIII chez les Chordeumatidae à neuf stades, alors qu'une paire de pattes est nettement régressée dès le stade VII chez les mâles de *Chordeuma sylvestre* et de *Melogona* (= *Microchordeuma*) *gallica* (Dunger & Steinmetzger, 1981; David, 1984).

3. Le cycle biologique de *C. brolemanni* est annuel dans les conditions climatiques normales de la forêt d'Orléans. La reproduction a lieu entre les mois de novembre et de février et les plus jeunes animaux (stades I et II) peuvent être récoltés au début du printemps. Ils se différencient sexuellement (stades VI et VII) au cours de l'été, et atteignent l'état adulte (stade VIII) à l'automne de la même année. En principe, seule une faible fraction de chaque cohorte hiverne aux stades V ou VI, et c'est le cas pour celles nées en 1984, 1987 et 1988. Cependant, la cohorte née en 1985, après un début de cycle normal, semble avoir subi un important retard de développement et n'avoir donné que très peu d'adultes lors de l'hiver 1985-86; ce retard est à mettre en relation avec la sécheresse intense qui a eu lieu à la fin de l'été et à l'automne 1985.

De façon générale, il existe une correspondance entre la durée du cycle biologique chez les Craspedosomatida et les conditions climatiques :

— en Europe, à basse altitude, le cycle est très souvent annuel (Blower, 1979, 1985; Geoffroy, 1979; Dunger & Steinmetzger, 1981; David, 1984, et ce travail), même si des durées plus longues ne sont évidemment pas exclues chez certaines espèces qui n'ont pas encore été étudiées;

— le prolongement de la saison froide, corrélatif de l'augmentation d'altitude, coïncide avec des cycles de deux ans (Pedroli-Christen, 1978), ou même de trois ans au-dessus de 2000 m (Meyer, 1979); la croissance n'a alors lieu qu'en été;

— le prolongement de la saison sèche à la belle saison, en climat méditerranéen, coïncide également avec des cycles de deux ans car, dans ce cas, la croissance s'interrompt en été (KARAMAOUNA, 1987).

Ces variations concernent le plus souvent des espèces différentes, mais des variations intraspécifiques peuvent également se manifester à l'échelle des populations, à l'instar de celles qui ont été mises en évidence dans d'autres Ordres de Diplopodes (FAIRHURST, 1974; DAVID, 1982; SNIDER, 1984; BERCOVITZ & WARBURG, 1985). Chez les Craspedosomatida, lorsqu'on compare les données de VERHOEFF (1929), RICHTER (1967), PEDROLI-CHRISTEN (1978) et MEYER (1979), des variations intraspécifiques de la durée du cycle biologique apparaissent chez *Craspedosoma alemannicum, Ochogona* (= *Triacontazona*) *caroli* et *Haasea* (= *Orobainosoma*) *fonticulorum*. Chez *C. brolemanni*, le retard observé en 1985-86 pourrait être un exemple d'allongement du cycle sous l'influence de la sécheresse, et il serait intéressant de savoir si le prolongement de la saison froide se traduit par un cycle bisannuel dans les populations pyrénéennes, là où l'espèce vit à plus haute altitude (MAURIÈS, 1974).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BERCOVITZ, K., & M. R. WARBURG, 1985. — Developmental patterns in two populations of the Millipede *Archispirostreptus syriacus* (De Saussure) in Israël (Diplopoda). *Bijd Dierk.*, **55** (1) : 37-46.

BLOWER, J. G., 1978. — Anamorphosis in the Nematophora. *Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburg*, **21/22** : 97-103.

— 1979. — The millipede fauna of two British limestone woods. *In* : M. CAMATINI (Ed.), Myriapod biology. Academic Press. London : 203-214.

— 1985. — Millipedes. *In* : D. M. KERMACK & R. S. K. BARNES (Eds.), *Synopses Br. Fauna*, **35** : 242 p.

DAVID, J. F., 1982. — Variabilité dans l'espace et dans le temps des cycles de vie de deux populations de *Cylindroiulus nititus* (Verhoeff) (Iulida). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **19** (3) : 411-425.

— 1984. — Le cycle annuel du Diplopode *Microchordeuma gallicum* (Latzel, 1884). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **109** (1) : 61-70.

— 1988*a*. — Comparison of the Diplopod communities before and after an exceptional drought in the forest of Orleans (France). *Proc. 7th int. Congr. Myriap.*, (sous presse).

— 1988*b*. — Les peuplements de Diplopodes d'un massif forestier tempéré sur sols acides. Thèse de Doctorat. Mus. natn. Hist. nat., Paris : 225 p.

DUNGER, W., & K. STEINMETZGER, 1981. — Ökologische Untersuchungen an Diplopoden einer Rasen-Wald-Catena im Thüringer Kalkgebiet. *Zool. Jber. Syst.*, **108** : 519-553.

FAIRHURST, C., 1974. — The adaptative significance of variations in the life-cycles of Schizophylline Millipedes. *In* : J. G. BLOWER (Ed.), Myriapoda. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **32** : 575-587.

GEOFFROY, J. J., 1979. — Les peuplements de Chilopodes et de Diplopodes d'une chênaie-charmaie. Thèse 3e cycle. Université de Paris VI : 179 p.

— 1984. — Particularités du développement post-embryonnaire du Diplopode Craspedosomide cavernicole *Opisthocheiron canayerensis*. *Mém. Biospéol.*, **11** : 211-219.

KARAMAOUNA, M., 1987. — Ecology of Millipedes in mediterranean coniferous ecosystems of southern Greece. Ph. D. Thesis, Athens : 252 p.

MAURIÈS, J. P., 1974. — Myriapodes. *In* : G. DENDALETCHE (Ed.), Guide du naturaliste dans les Pyrénées occidentales. Delachaux & Niestlé, Paris : 352-380.

MEYER, E., 1979. — Life-cycles and ecology of high alpine Nematophora. *In* : M. CAMATINI (Ed.), Myriapod biology. Academic Press, London : 295-306.

PEDROLI-CHRISTEN, A., 1978. Contribution à la connaissance du développement post-embryonnaire de *Craspedosoma alemannicum* Verhoeff et de *Xylophageuma zschokkei* Bigler (Diplopoda, Nematophora) dans une tourbière du Haut-Jura Suisse. *Revue suisse Zool.,* **85** (3) : 673-679.

RICHTER, H., 1967. — Zur Diplopodenfauna des Ostergebirges. *Abh. Ber. naturh. Mus. Görlitz,* **42** (4) : 1-62.

SNIDER, R. M., 1984. — The ecology of *Polydesmus inconstans* (Diplopoda, Polydesmidae) in Michigan woodlots. *Pedobiologia,* **26** : 185-195.

TABACARU, I., 1965. — *Orobainosoma hungaricum orientale* n. ssp. (Diplopode, Ascospermophora) si dezvoltarea sa postembrionara. *Lucr. Inst. Speol. « Emil Racovitza »,* **4** : 229-243.

VERHOEFF, K. W., 1928. — Diplopoda. *In* : H. G. BRONNS (Ed.), *Kl. Ord. Tier-Reichs,* Leipzig. **5** (II, 1) : 1-1071.

— 1929. — Studien uber Ökologie und Geographie der Diplopoden hauptsächlich der Ostalpen. 112. Diplopoden-Aufsatz. *Z. Morph. Ökol. Tiere,* **15** : 35-89.